BASTERIA 40:89-100, 1976

Substratwahlversuche an Pisidium casertanum und Pisidium amnicum (Bivalvia)

W. HINZ

Gesamthochschule Duisburg

& H.-G. SCHEIL

Universität Düsseldorf

EINLEITUNG

Während der Einfluss benthischer Substrate auf Süsswassermollusken in vielen freilandökologischen Arbeiten, z.B. in Harman (1972), diskutiert wird, existieren über dieses Thema nur wenige experimentelle Arbeiten (z.B. Gale, 1971: *Sphaerium transversum*; Meier-Brook, 1969: *Pisidium hibernicum, P. lilljeborgi, P. nitidum*). Um den Wert solcher experimentellen Untersuchungen zu prüfen, haben wir mit einer grossen Anzahl Tiere der mit Abstand häufigsten mitteleuropäischen Sphaeriidae-Art, *Pisidium casertanum* (O.F. Müller, 1774), sowie vergleichend mit relativ wenigen Tieren einer zweiten Art, *P. amnicum* (Poli, 1791), Substratwahlversuche durchgeführt.

MATERIAL UND METHODE

Von den beiden untersuchten Arten stammte *P. casertanum* aus einem Grünlandgraben des Dümmer-Gebietes bei Osnabrück und *P. amnicum* aus dem Toten Arm des Rhein-Herne-Kanals in Castrop-

Rauxel (Populationen wie bei Hinz & Scheil, 1972; Entnahme Juni und Mitte August bis Anfang September 1972; Temperatur des Oberflächenwassers 11 bis 18°C).

Folgende Substrate wurden ausgewählt: a) Grobsand, Korngrösse zwischen 0,63 und 1,0 mm, Porenvolumen 20%, b) Feinsand, Korngrösse unter 0,4 mm, Porenvolumen 20%, c) schwarzer Schlamm aus 9-10 m Tiefe des Bertasees (Wedauseen, Duisburg), Wassergehalt 70%, Glühverlust der Trockensubstanz 9%, d) Blattsubstrat: getrocknetes und anschliessend gehäckseltes Fallaub, Partikelgrösse zu ca. 90% unter 1 mm. Zwei Stunden vor Versuchsbeginn wurde das Blattsubstrat gewässert, alle aufgeschwommenen Teile kurz abgebrüht und mit dem Restmaterial vermengt (Wassergehalt 90%). Der pH-Wert des Standortwassers über den Substraten betrug zu Versuchsbeginn bei Grobsand, Feinsand und Schlamm 7,5, bei Blattsubstrat 6,6. Der pH-Wert änderte sich innerhalb von zwölf Stunden nur beim Schlamm (7,9) und beim Blattsubstrat (6,4).

Die Versuche wurden in offenen Kunststoffschalen mit den Massen 210 x 104 x 40 mm (lang) bzw. 105 x 104 x 40 mm (kurz) durchgeführt. Sie waren jeweils mit einer 20 mm starken Substratschicht gefüllt und das Substrat mit 15 mm Standortwasser überschichtet. Jeweils zwei Substrate in einer Schale wurden während des Einfüllens mittels einer Glasscheibe bis zum Versuchsbeginn getrennt, um eine scharfe Grenzlinie zu erreichen. Bei Versuchsende (nach zwölf Stunden) fixierten wir den Schaleninhalt mit Formalin (Endkonzentration 1 bis 2%). Zur Auszählung wurde das Wasser abpipettiert und das feuchte Substrat mittels dünner Kunststoffscheiben in zehn gleiche Streifen parallel zur Aussetzungslinie zerteilt. Insgesamt wurden 21 600 Exemplare von *P. casertanum* und 660 von *P. amnicum* untersucht. Jeder Versuch bestand aus 9 Serien (Tab. 1) mit je 10 Schalen und 40 Tieren pro Schale (*P. casertanum*) bzw. 3 Schalen und 20 Tieren pro Schale (*P. amnicum*). Das Verhalten von *P. casertanum* wurde bei 6 Substratkombinationen beobachtet, das von *P. amnicum* nur bei der Kombination Feinsand/Schlamm. Zusätzlich wurde *P. amnicum* auf Grobsand und Blattsubstrat (je 3 Schalen zu je 20 Tieren) entsprechend Serie 6 bzw. 8 ausgesetzt. Versuchsbeginn war der Tag nach der Materialbeschaffung zwischen 20 und 22 Uhr (Dauer des Versuchs: 12 Stunden; Dunkelheit, 19 – 20°C). Um mögliche Richtungseffekte auszugleichen, wurden die Schalen alternierend aufgestellt.

Die eigentliche Substratwahl umfasst die Serie 1. Die Unterschiede

wurden mit dem Wilcoxon-Symmetrie-Rangtest bei 1% Irrtumswahrscheinlichkeit auf Signifikanz geprüft. Mögliche Substratfernwirkungen versuchten wir mit den Serien 2 bis 5 nachzuweisen. Dazu wurde jeweils das Verhalten auf reinem Substrat (Serie 3 bzw. 5) mit dem auf der entsprechenden Substratkombination (Serie 2 bzw. 4) verglichen. Die Prüfung, ob bei unseren Versuchen der Randeffekt vernachlässigt werden konnte, erfolgte anhand der Serien 6 bis 9. Dabei wurden bei den Langschalen, von der Aussetzungslinie (Mitte) nach beiden Seiten ausgehend, die Besetzung sich entsprechender Streifen addiert und mit der Verteilung in den Kurzschalen verglichen (hierzu Tab. 1). Die Signifikanzprüfung auf Fernwirkung und Randeffekt erfolgte mit dem 2xS-Felder-Chi-Quadrat-Test bei 1% Irrtumswahrscheinlichkeit.

Zur Klärung der Frage, ob unsere Versuchsanordnung vom Bewegungsverhalten der Tiere her gesehen überhaupt geeignet ist Aussagen über mögliche Substratwahl durch Pisidien zu machen, wurden Voruntersuchungen u.a. an *P. casertanum* und *P. amnicum* derselben Populationen angestellt. Die Vorversuche fanden allerdings im Winter statt (Januar bis März 1973 bei Entnahmetemperaturen von 0,8 bis 7,0°C jeweils ein bis zwei Tage nach der Materialbeschaffung). Dazu wurden unsere Substrate Grobsand, Feinsand oder Schlamm in Schalen der Grösse 19,5 x 19,5 x 5,5 cm eingefüllt, ca. 1 cm mit Standortwasser überschichtet und drei bis sechs Tiere eingesetzt. Die Versuche dauerten 3 Stunden (Temperatur 18°C tagsüber bei Kunstlicht); die Kriechspuren wurden zeichnerisch festgehalten und die innerhalb dieses Zeitraums zurückgelegten Strecken gemessen.

Serie	Schalenart	Substrat bzw. -kombination	Aussetzungsort	Aussetzungs-substrat(e)
1	lang	A/B	Schalenmitte	A/B
2	lang	A/B	Schalenende	A
3	lang	A	Schalenende	A
4	lang	A/B	Schalenende	B
5	lang	B	Schalenende	B
6	lang	A	Schalenmitte	A
7	kurz	A	Schalenende	A
8	lang	B	Schalenmitte	B
9	kurz	B	Schalenende	B

Tab. 1. Schema der angesetzten Versuchsserien mit den Substraten A und B.

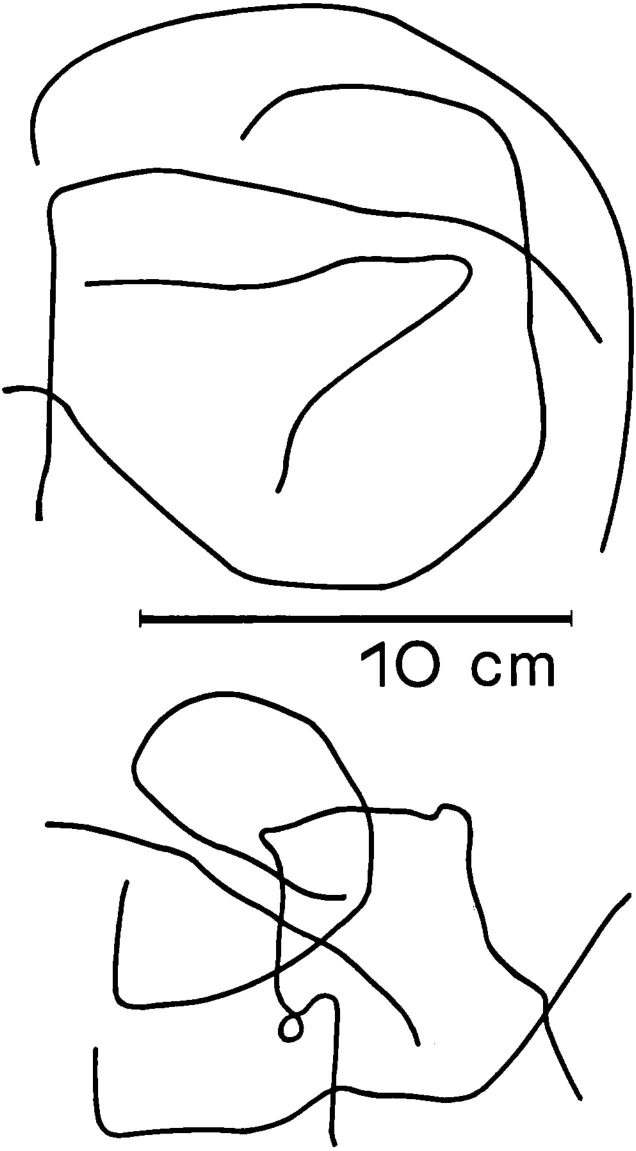


Fig. 1. Spuren von *Pisidium amnicum* (oben) und *P. casertanum* (unten) auf Feinsand nach einer Versuchsdauer von drei Stunden.

Herrn Dr. J. Krauth (Institut für Statistik und Dokumentation der Universität Düsseldorf) sind wir für Beratung und Hilfe bei der statistischen Auswertung sehr zu Dank verpflichtet. Für die Durchführung einiger Versuche zur Mobilität von *P. casertanum* und *P. amnicum* danken wir Fräulein G. Zeelen, Dortmund.

ERGEBNISSE UND DISKUSSIONEN

In Tab. 2 ist das Ergebnis der orientierenden Streckenmessungen zusammengestellt. Auffallend ist der hohe Prozentsatz (54-81%) derjenigen Tiere, die praktisch keine horizontale Ortsveränderung vollführten. Diese Tiere blieben während der gesamten Versuchsdauer bewegungslos auf der Substratoberfläche liegen (ca. 2/3 davon bei *P. casertanum* und ca. 1/3 davon bei *P. amnicum*) oder gruben sich an Ort und

untersuchte Art	*P. casertanum*			*P. amnicum*		
Substrat	Grobsand	Feinsand	Schlamm	Grobsand	Feinsand	Schlamm
Anzahl untersuchter Tiere	270	270	270	89	88	89
durchlaufene Strecken [cm]						
0 – 1,0	78,9	64,4	75,6	53,9	56,8	80,9
1,1 – 6,0	9,6	12,6	13,4	4,5	14,8	13,5
6,1 – 12,0	4,4	8,5	5,2	5,6	11,4	1.1
12,1 – 18,0	3,3	3,3	3,0	13,5	6,8	2,3
18,1 – 24,0	0,4	4,1	1,5	11,2	3,4	1,1
24,1 – 30,0	0,4	3,3	1,1	2,2	5,7	-
30,1 – 40,0	1,5	1,9	-	5,6	1,1	-
40,1 – 50,0	0,7	1,1	0,4	1,1	-	1,1
50,1 – 60,0	0,4	0,4	-	1,1	-	-
> 60,1 (max. 66,0)	0,4	0,4	-	1,1	-	-

Tab. 2. Prozentuale Verteilung der Versuchstiere auf verschiedene horizontale Streckenlängen, die in der Versuchszeit von drei Stunden durchlaufen wurden, in Abhängigkeit vom Substrat.

Stelle lediglich in das Substrat ein. Die übrigen Tiere wanderten in der Schale horizontal umher (Fig. 1), am wenigsten auf Schlamm und am meisten auf Feinsand (das kleinere *P. casertanum*) oder auf Grobsand (das grössere *P. amnicum*). Auffallenderweise legen mehr als die Hälfte aller überhaupt weiter als 1 cm horizontal gekrochenen *P. amnicum*-Tiere Wege zwischen 12 und 30 cm zurück. Die längsten zurückgelegten Strecken sind über 60 cm lang (Maximum 66,0 cm).

Grundsätzlich war zu beobachten, dass die untersuchten Arten beim Kriechen im Schlamm einsanken. *P. casertanum* bewegte sich im Fall von Fein- und Grobsand auf der Substratoberfläche, *P. amnicum* durchpflügte aber den Sand regelrecht, so dass von ihm beim Kriechen im Sand nur die Dorsalseite zu sehen war.

Ein Randeffekt konnte bei unseren Versuchen nicht nachgewiesen werden (einzige Ausnahme: je eine von den drei Versuchsreihen mit *P. casertanum* bei Grobsand und bei Schlamm).

In Tab. 3 sind für die Versuche mit jeweils nur einem Substrat (Serien 6 und 8) diejenigen Tiere, die sich bei Versuchsende im Bereich der Aussetzungslinie in Schalenmitte (zu beiden Seiten der Aussetzungslinie je 10% der Schalenfläche, im folgenden Aussetzungszone genannt) befanden, von denen auf der übrigen Schalenfläche getrennt. Beide Arten zeigen im Zwölf-Stunden-Versuch auf Schlamm hohe, auf Grobsand weniger hohe, auf Feinsand geringe und auf Blattsubstrat sehr geringe bis fehlende Dislokation an. Im Fünf-Tage-Versuch von *P. casertanum* ist die Dislokation bei Schlamm gross und bei Grobsand und Feinsand sehr gross.

Die Verteilungsunterschiede bei der eigentlichen Substratwahl (Serie 1) sind in allen Fällen signifikant (einzige Ausnahme: *P. casertanum* im Fünf-Tage-Versuch bei der Kombination Feinsand/Schlamm). In Tab. 4 ist die Verteilung dargestellt nach Abzug der Tiere, die sich bei Versuchsende im Bereich der Aussetzungszone befanden. Im Zwölf-Stunden-Versuch wird von beiden Arten Schlamm stark bevorzugt und von *P. casertanum* Blattsubstrat stark gemieden. Offensichtlich besteht auch eine geringere Präferenz von Grobsand gegenüber Feinsand. Im Fünf-Tage-Versuch mit *P. casertanum* ist der Feinsand stärker besetzt als der Grobsand, und bei der Kombination Feinsand/Schlamm wird der Schlamm nicht mehr bevorzugt.

In Tab. 5 sind einige Verteilungen nach zwölf Stunden auf reinem Substrat denen auf einer Substratkombination gegenübergestellt (Prüfung auf Fernwirkung, Serien 2 und 5). Die Unterschiede sind

signifikant. In den nicht aufgeführten Fällen verlief die Signifikanzprüfung negativ.

Entsprechend den Mobilitätsversuchen können *P. casertanum* und *P. amnicum* innerhalb des Untersuchungszeitraums jede beliebige Stelle der Versuchsschale (mit Feinsand, Grobsand oder Schlamm) aufsuchen, auch wenn Kurvenreichtum der Kriechspuren (beschrieben auch von Grossmuscheln durch Burla, 1971) berücksichtigt wird. Andererseits spielt der Rand nach unserem Test keine Rolle. Somit waren die von uns gewählten Versuchsdauern in Kombination mit den Grössen der verwandten Schalen für die beiden von uns untersuchten grössten mitteleuropäischen *Pisidium*-Arten weder zu gross noch zu klein.

Theoretisch ist zu erwarten, dass bei den Versuchen auf nur einem Substrat mit Aussatz der Tiere in der Schalenmitte (Serien 6 und 8) mit zunehmender Versuchsdauer aus einer glockenförmigen Verteilung mit geringer Streuung eine Kurve zunehmender Streuung bis hin zu einer mit vollständiger Abflachung (gleichmässige Verteilung auf der Substratfläche) entstehen. Die erhaltenen Werte (Tab. 3) unterstützen das, bele-

Untersuchte Art	Versuchsdauer	Substrat	Tiere [%] in der Aussetzungszone	Tiere [%] auf den beiden Restflächen
Pisidium casertanum	12 Std.	Schlamm	57,0	43,0
		Grobsand	61,5	38,5
		Feinsand	81,7	18,3
		Blattsubstrat	94,6	5,4
Pisidium amnicum	12 Std.	Schlamm	43,1	56,9
		Grobsand	65,0	35,0
		Feinsand	85,0	15,0
		Blattsubstrat	100,0	0,0
Pisidium casertanum	5 Tage	Schlamm	54,4	45,6
		Grobsand	31,8	68,2
		Feinsand	29,0	71,0

Tab. 3. Prozentwerte des Tierbesatzes auf der Aussetzungszone in der Schalenmitte (20% der Schalenfläche) und auf den beiden Restflächen (zusammen 80% der Schalenfläche) sämtlicher Versuche mit nur einem Substrat (Serien 6 und 8).

gen zusätzlich aber noch für *P. casertanum*, dass die Abflachung je nach Substrat in erheblich unterschiedlicher und auf dem jeweiligen Substrat in nicht gleichbleibender Geschwindigkeit verläuft (Feinsand nach zwölf Stunden mit geringster, nach fünf Tagen mit stärkster Abflachung der Verteilungskurve).

Unstetigkeiten gibt es auch bei der eigentlichen Substratwahl (Tab. 4). Der Prozentsatz der Tiere, die sich biem Fünf-Tage-Versuch mit *P. casertanum* in der Aussetzungszone befinden, beträgt unabhängig von der Versuchsanordnung (Tab. 3 und 4) bei Sand etwa 30% und bei Schlamm oder im Kombinationsversuch von Schlamm mit Sand ca. 55%. Fünf Tage nach Versuchsbeginn kann man aber über die Tiere auf der Aussetzungsfläche nicht unbedingt aussagen, dass sie einfach bewegungslos auf der Substratoberfläche liegengeblieben sind oder sich an Ort und Stelle senkrecht ins Substrat eingegraben haben, sondern muss mit Rückwanderern rechnen. Einen deutlichen Hinweis darauf gibt der Zwölf-Stunden-Versuch mit *P. casertanum* auf der Kombination

Untersuchte Art	Versuchsdauer	Substrat A	Substrat B	Tiere [%] in der Aussetzungszone	Tiere [%] auf der Restfläche von Substrat A	Tiere [%] auf der Restfläche von Substrat B	Signifikanz der Unterschiede
Pisidium casertanum	12 Std.	Grobsand	Feinsand	83,8	11,0	5,3	+
		Grobsand	Schlamm	41,2	3,3	55,5	+
		Grobsand	Blattsubstrat	64,5	33,7	1,8	+
		Feinsand	Schlamm	69,7	5,5	24,8	+
		Feinsand	Blattsubstrat	76,5	19,7	3,8	+
		Schlamm	Blattsubstrat	53,6	42,4	4,0	+
Pisidium amnicum	12 Std.	Feinsand	Schlamm	74,2	4,8	21,0	+
Pisidium casertanum	5 Tage	Grobsand	Feinsand	31,2	29,0	39,8	+
		Grobsand	Schlamm	57,0	12,3	30,7	+
		Feinsand	Schlamm	55,3	24,0	20,7	-

Tab. 4. Prozentwerte des Tierbesatzes auf der Aussetzungszone (20% der Schalenfläche) und auf den Restflächen (je 40% der Schalenfläche) beim eigentlichen Substratwahlversuch (Serie 1).

Schlamm-Grobsand, wo mit nur 41,2% der Tiere auf der Aussetzungsfläche die ca. 55% nach 5 Tagen deutlich unterschritten sind. Bemerkenswert ist ferner, dass bei *P. casertanum* die Substratpräferenz im Zwölf-Stunden-Versuch im Fall der Kombination Feinsand-Schlamm für Schlamm nach fünf Tagen nicht mehr existiert bzw. im Fall Feinsand-Grobsand für Grobsand (zwölf Stunden) sich in eine Präferenz für Feinsand (fünf Tage) verkehrt.

Bei der Prüfung auf mögliche Fernwirkung des Zweitsubstrats auf *P. casertanum* (Tab. 5) sind in sechs von zwölf Fällen Fernwirkungen statistisch gesichert, auffälligerweise aber nicht bei den vier Versuchen, die Schlamm mit Blattsubstrat bzw. Feinsand mit Grobsand kombinieren.

Um alle Befunde interpretieren zu können, reicht es nicht aus, die verschiedenen Substrate isoliert von der Umgebung und von der Zeit zu betrachten. Offensichtlich verändern die an organischen Stoffen reichen Substrate Schlamm und Blattsubstrat ihre Umgebung, was auch schon in den pH-Verschiebungen des Versuchswassers zum Ausdruck kommt.

Substrat	Zahl der Tiere in Reihe									
bzw. – kombination	a	b	c	d	e	f	g	h	i	k
Grobsand	200	74	40	16	19	10	9	9	7	13
Grobsand/Schlamm	239	124	25	5	2	2	1	0	0	2
Feinsand	274	105	13	4	2	0	0	0	1	1
Feinsand/Blattsubstrat	196	88	56	17	29	11	0	0	0	0
Schlamm	166	72	44	30	20	18	12	17	10	11
Schlamm/Grobsand	141	66	62	58	61	8	1	0	0	1
Schlamm	230	110	34	14	7	0	1	0	2	3
Schlamm/Feinsand	224	71	45	33	18	3	3	0	1	0
Blattsubstrat	385	8	1	0	0	1	0	1	0	0
Blattsubstrat/Grobsand	335	26	7	8	4	2	2	3	0	1
Blattsubstrat	384	13	2	0	1	0	0	0	0	0
Blattsubstrat/Feinsand	341	24	20	4	2	1	0	0	2	0

Tab. 5. Verteilung von *Pisidium casertanum* nach zwölf Stunden auf nur einem Substrat im Vergleich mit dem Ergebnis auf einer Substratkombination (Serien 2 und 3 bzw. 4 und 5). Reihe a ist die Aussetzungszone, zwischen Reihe e und f befindet sich die Grenze bei Substratkombination. Die Unterschiede sind signifikant.

Als einfachste Hypothese bietet sich an: Sauerstoffzehrung über Schlamm und Blattsubstrat, kombiniert mit Nahrungs- und Geschmackstoffverteilung durch Entwicklung niederer Organismen; im Kombinationsversuch mit den praktisch rein anorganischen Substraten Feinsand und Grobsand entsprechende Ausbildung von O_2- und Nahrungsgradienten, besonders stark ausgeprägt über der Aussetzungszone. Damit gäbe es in den Versuchen mit nachgewiesener Fernwirkung immer zwei Substrate mit gegensätzlich wirkenden Gradienten. Je nach Stärke dieser Gradienten gibt es mehrere Möglichkeiten der Kombination und dementsprechend des Verhaltens bezüglich der Substratwahl durch Pisidien (Tab. 5): Die im Schlamm ausgesetzten Tiere ziehen in höherem Masse zu den dem Sand naheliegenden Schlammpartien. Ein ähnliches Bild ergibt sich bei Blattsubstrat gegen Grobsand, wobei auf Blattsubstrat die Lokomotionsfähigkeit stark eingeschränkt ist. Blattsubstrat lockt die Tiere aus Feinsand zwar an, verhindert aber wegen seiner Lokomotionsfeindlichkeit ihr Eindringen. Die Abnahme des O_2-Gehaltes im Fall Grobsand gegen Schlamm mag die ausschlaggebende Rolle für weitergehendes Verbleiben der Tiere im Grobsand sein. Dass O_2-, Nahrungs- und/oder Geschmackstoffgradienten möglicherweise eine wesentliche Rolle spielen, beweisen auch alle Unterschiede zwischen den Zwölf-Stunden- und den Fünf-Tage-Versuchen. Hier kommt es zu Veränderungen der Komponenten; und so können im Gefolge Änderungen im Substratwahlverhalten oder im Geschwindigkeitsgrad von Wanderungen auftreten.

Unklar ist, ob die von den Tieren jeweils gezeigte Lokomotionsaktivität Ausdruck des Wohlbefindens oder des Unwohlseins ist. Möglicherweise wird unter O_2-Mangel die grösste Lokomotionsaktivität erreicht (vgl. Hochkriechen in unbelüfteten Hälterungsgefässen z.B. bei *P. personatum*, s. auch Meier-Brook, 1967), während die Abnahme des Nahrungsangebots mit einer Erhöhung der Pump- bzw. der Filtrationsrate beantwortet wird. Deswegen ist bei der Verallgemeinerung von Versuchsergebnissen auf reinen Substraten und der Vergleich solcher Zahlen (siehe Tabellen) Vorsicht geboten.

Meier-Brook (1969) benutzte für seine Versuche "two fractions of muddy original Titisee sediment, free of minerals...", Gale (1971) erzeugte im Versuchsgefäss einen Wasserstrom durch Einsatz von Pumpe und Filter. Beide Autoren schränkten dadurch die Entstehung von O_2-, Nahrungs- und Geschmackstoffgradienten ein oder verhinderten sie; auch wurden in den Versuchsanordnungen die an den Substrat-

grenzen auftretenden Schwierigkeiten (Durchmischung des Substrats, z.B. durch Grabaktivität der Untersuchungstiere) nicht berücksichtigt; beide Autoren variieren zudem nicht die Versuchsdauer. Dadurch wurde insgesamt lediglich die Begehbarkeit und das thigmotaktische Wohlbefinden der Tiere geprüft. Der Einfluss des Substrats erschöpft sich aber sicher nicht in diesen Eigenschaften. Wenn die Substratwahlversuche von Gale (1971) bei einer Mortalitätsrate von über 50% der Versuchstiere während der sechstägigen Versuchsdauer überhaupt noch Aussagekraft besitzen, ist seine Feststellung, dass (trotz Bevorzugung von Schlamm gegenüber Sand im Experiment) in der Besiedlung im Sinne der Bevorzugung eines dieser Substrate im Freiland kein Unterschied zu bemerken war, von grossem Interesse. Auf die Schwierigkeit zu entscheiden, "ob eine Substratwahl durch Verhaltensweisen getroffen wird oder ob verschiedene Substrate das Gedeihen einzelner Arten lediglich selektiv beeinflusst", weist schon Meier-Brook (1967) hin. Der Schluss jedenfalls von im Kurzzeitversuch nachgewiesener Substratbevorzugung auf Eignung dieses Substrats unter Dauerbedingungen für die Ausbildung hoher Siedlungsdichte der Versuchstierart ist nicht gerechtfertigt: Auf dem von uns benutzten Schlamm aus 9-10 m Tiefe des Bertasees in Duisburg lebt nicht eine Pisidie (O_2-Zehrung und H_2S-Entwicklung), obwohl er im Experiment in fast allen Fällen gegenüber den anderen getesteten Substraten bevorzugt wurde.

SUMMARY

Two species of Sphaeriidae (*Pisidium casertanum* and *P. amnicum*) could choose between two different substrates (coarse-grained and finely-grained sand, mud and substrate of leaves respectively). Significant differences in behaviour concerning different substrates are discussed. It is concluded that these findings are in contradiction to observations of natural behavior which demonstrates that experiments in laboratory conditions can lead to doubtful results.

LITERATUR

BURLA, H., 1971. Gerichtete Ortsveränderung bei Muscheln der Gattung Anodonta im Zürichsee. – Vjschr. naturf. Ges. Zürich 116 : 181-194.

GALE, W.F., 1971. An experiment to determine substrate preference of the fingernail clam, Sphaerium transversum (Say). – Ecology 52 : 367-370.

HARMAN, W.N., 1972. Benthic substrates : their effect on fresh-water Mollusca. – Ecology 53 : 271-277.

HINZ, W., & H.-G. SCHEIL, 1972. Zur Filtrationsleistung von Dreissena, Sphaerium und Pisidium (Eulamellibranchiata). – Oecologia 11 : 45-54.

MEIER-BROOK, C., 1967. Untersuchungen zur Biologie und Ökologie einiger Pisidium-Arten (Mollusca; Eulamellibranchiata; Sphaeriidae) : 1-95. Diss. Freiburg.

——, 1969. Substrate relations in some Pisidium species (Eulamellibranchiata: Sphaeriidae). – Malacologia 9 : 121-125.